

УДК 581.1:58.071:579.64:579.887.12: 632.3

DOI: 10.15587/2519-8025.2019.187221

ВПЛИВ ШТУЧНОЇ ІНОКУЛЯЦІЇ ШТАМАМИ ФІТОПАТОГЕННИХ МІКРООРГАНІЗМІВ, ВИДІЛЕНИХ З РІЗНИХ ДЖЕРЕЛ НА ФІЗІОЛОГО-БІОХІМІЧНІ ПАРАМЕТРИ РОСЛИН *GALEGA ORIENTALIS*

Г. Б. Гуляєва, І. П. Токовенко, Л. А. Пасічник, В. П. Патика

Мета дослідження. Оцінити зміни фізіолого-біохімічних параметрів рослин *Galega orientalis* за впливу штучної інокуляції фітопатогенними мікроорганізмами, виділеними з різних джерел: штамів фітоплазм – *Acholeplasma laidlawii* var. *granulatum* 118, виділених з пшениці та *Acholeplasma laidlawii* 101 і 178, виділених з томатів, а також збудника базального бактеріозу – *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* Д13, ізольованого з пшениці.

Методи. Мікробіологічні методи – культивування в рідкому поживному середовищі, виділення фітопатогенних мікроорганізмів з рослинного матеріалу і штучного зараження дослідних рослин (суб'єпідермальна ін'єкція); біохімічні – з метою визначення фотосинтетичних пігментів – хлорофілів а і б й каротиноїдів та активності антиоксидантних ферментів – каталази і пероксидази; фотохімічні – метод індукції флюоресценції хлорофілу для визначення фотохімічної активності листків; біометричні – для визначення площі кореневої системи і кількості бульбочок на коренях; статистичні.

Результати досліджень. У польових дослідах за штучного зараження козятника східного штамами фітопатогенних мікроорганізмів різних таксономічних груп, виділених з різних джерел: *A. laidlawii* var. *granulatum* 118 (з пшениці) і *Acholeplasma laidlawii* 101 і 178 (з томатів) та *P. syringae* pv. *atrofaciens* Д13 (з пшениці), відмічали наступні зміни фізіолого-біохімічних параметрів рослин *Galega orientalis*: зменшення вмісту хлорофілу а і б за зростання вмісту каротиноїдів та пригнічення квантової ефективності фотосистеми II (ФСII), особливо – за змішаного інфікування *A. laidlawii* var. *granulatum* 118 і *P. syringae* pv. *atrofaciens* Д13, що супроводжувалося зниженням площі кореневої системи і кількості бульбочок на коренях рослин. Виявлено, що найбільшу сумарну активність оксидоредуктаз тканин листків *Galega orientalis* – каталази і пероксидази спостерігали за інокуляції штамами, виділеними з пшениці. Встановлено, що вміст сирого протеїну в листках козятника східного за інокуляції штамами, виділеними з пшениці, був меншим, ніж за інокуляції штамами, виділеними з томатів.

Висновки. За штучної інокуляції всіма досліджуваними фітопатогенними штамами виявлено зменшення вмісту хлорофілу а і б, але найбільш значно – за впливу фітоплазми знижувався вміст хл.а. Вміст каротиноїдів зростав по відношенню до неушкоджених рослин за інокуляції рослин фітопатогенними штамами у наступній послідовності: 101+118>118>118+Д13>178.

Виявлено, що за інокуляції *Galega orientalis* штамами фітопатогенів, виділеними з пшениці – фітоплазмової і бактеріальної природи одночасно зі зниженням квантової ефективності ФСII, спостерігали підвищення індукційного коефіцієнту, що, ймовірно, може бути викликане зростанням фотодихання та акцепторною дією фітопатогенів.

З'ясовано, що найбільшу сумарну активність – каталази і пероксидази тканин листків спостерігали за інокуляції штамами, виділеними з пшениці – фітоплазмозом (моноінфікування) та за змішаного фітоплазмозо-бактеріального інфікування.

Пригнічення функціональної активності листків за руйнування пігмент-білкових комплексів ФС II при інокуляції фітопатогенними штамами призводило до морфологічних змін: суттєвого зменшення площі кореневої системи і кількості бульбочок на коренях, найбільше – за інокуляції штамами, виділеними з пшениці: моноінфікування фітоплазмозом і змішаного фітоплазмозо-бактеріального інфікування.

Показано, що за інокуляції штамами фітопатогенів, виділеними з пшениці: змішаної фітоплазмозо-бактеріальної інокуляції і особливо – моноінокуляції фітоплазмозом вміст сирого протеїну у листках був менший, ніж за інокуляції штамом фітоплазми, виділеним із томатів (178) та змішаної інокуляції штамами фітоплазми з томатів і пшениці (101+118)

Ключові слова: *Triticum aestivum*, пшениця яра, каталаза, пероксидаза, хлорофіл, каротиноїди, *A. laidlawii*, *P. syringae* pv. *atrofaciens*, бульбочки, індукція флюоресценції хлорофілу

Copyright © 2019, Н. Гуляєва, І. Токовенко, Л.Пасічник, В. Патика.

This is an open access article under the CC BY license (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>).

1. Вступ

Рослини бобових культур, зокрема – козлятник (*Galega orientalis* L.), мають ключове значення у відновленні родючості ґрунту, оскільки є гарними попередниками для інших культур, особливо злакових [1]. Проте ці рослини здатні уражуватись фітопатогенними мікроорганізмами різних видів, що погіршує їх здатність насичувати ґрунт атмосферним азотом і знижує продуктивність біомаси. Тому нерідко уражені рослини стають джерелом інфекції для інших культур у сівозміні. Отже, фітопатогени, що зберігаються на рослинних рештках у ґрунті, здатні уражувати як специфічну рослину-хазяїна, так і культури, споріднені сівозміною [2, 3].

Серед мікроорганізмів з високою шкодочинністю слід відмітити фітопатогенні мікоплазми, що відносяться до класу *Mollicutes* [4]. Відомий своєю шкодочинністю збудник базального бактеріозу пшениці – *P. syringae* pv. *atrofaciens* є широко розповсюдженим (ураження може поширюватись на 30–80 % угідь) [5].

2. Літературний огляд

Відомо, що один вид молюкуту може бути здатним до ураження декількох видів рослин, маючи широку філогенетичну спеціалізацію. Зокрема, виділені фітоплазми – збудники фітоплазмозу жовтої айстри (16SrI) й відьминих мітел арахісу (16SrII), які уражують овочеві культури [6] й виноградну лозу, але на цій культурі їх знаходять разом із стовбуром (16SrXII) та іншими видами молюкутів у регіонах культивування виноградної лози у Південній і Східній Азії [7]. Тому питання філогенетичної спеціалізації молюкутів потребує більш детального дослідження. Одним серед найбільш поширених і шкодочинних фітопатогенних представників цього класу є *A. laidlawii* var. *granulum* 118, який викликає блідо-зелену карликовість пшениці [8]. Також за даними моніторингу серед фітопатогенних мікроорганізмів значне місце посідають фітопатогенні бактерії, зокрема – завдяки широкому спектру екологічних ніш виживання [9].

Окрім того, деструктивний вплив бактеріальних збудників пов'язаний з продукуванням токсинів, які можуть призводити до збільшення ступеня ураження та істотно підвищувати вірулентність продукуючих їх патогенних мікроорганізмів, оскільки вважається, що деякі фітотоксини можуть змінювати метаболічні процеси в організмі хазяїна, виявляючи згубну дію, переважно на біохімічному рівні [10].

3. Мета та задачі дослідження

Мета дослідження – оцінити зміни фізіолого-біохімічних параметрів рослин *Galega orientalis* за впливу штучної інокуляції фітопатогенними мікроорганізмами, виділеними з різних джерел – штаму фітоплазми *A. laidlawii* var. *granulum* 118, виділеного з пшениці та *A. laidlawii* 101 і *A. laidlawii* 178, виділених з томатів, а також збудника базального бактеріозу – *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* D13, ізоляваного з пшениці.

Для досягнення мети були поставлені наступні задачі:

1. Дослідити вміст фотосинтетичних пігментів: хл. *a* і *b* та каротиноїдів в листках рослин *Galega orientalis* за впливу штучної інокуляції фітопатогенними мікроорганізмами, виділеними з різних джерел;

2. Проаналізувати вплив штучної інокуляції фітопатогенними мікроорганізмами, виділеними з різних джерел на параметри фотохімічної активності листків, а саме – квантову ефективність ФСII та індукційний коефіцієнт, що корелює з активністю ферменту РБФК;

3. Визначити активність оксидоредуктаз – каталази і пероксидази в тканинах листків за дії штучної інокуляції фітопатогенними мікроорганізмами, виділеними з різних джерел;

4. Виявити вплив штучної інокуляції фітопатогенними штамми на площу кореневої системи і кількість бульбочок на ній;

5. Порівняти рослини *Galega orientalis* L., штучно інокульовані фітопатогенними мікроорганізмами (виділеними з різних джерел), за вмістом сирового протеїну в листках.

4. Матеріали і методи досліджень

У польових дослідах (дослідні ділянки ІМВ ім. Д.К. Заболотного) на рослинах козлятника *Galega orientalis* L. 2-го року вирощування були проведені дослідження фізіолого-біохімічних змін за інокуляції дослідних рослин різними штамми патогенних фітоплазм – *A. laidlawii* var. *granulum* 118, виділеної з пшениці та *A. laidlawii* 101 і 178 виділених з томатів, а також штаму *Pseudomonas syringae* pv. *atrofaciens* D13 – збудника базального бактеріозу (ізолюваних з темно-коричневих плям обгортогого листка пшениці). Щільність суспензії інокулятив – 1×10^9 КУО/мл. Штучну інокуляцію рослин здійснювали шляхом ін'єкції суспензії мікроорганізмів у стебло.

Вміст хлорофілу *a* і *b* та каротиноїдів у листках визначали методом екстракції у ДМСО, за яким наважки свіжозрізаного рослинного матеріалу листків заливали ДМСО й прогрівали у сушильній шафі до повного знебарвлення листових пластинок [11]. Оптичну густину отриманих екстрактів визначали на спектрофотометрі СФ-26.

Дослідження змін функціонального стану й активності фотосинтетичного апарату здорових й уражених рослин виконували, застосовуючи біофізичний метод індукції флуоресценції хлорофілу (ІФХ), фіксуючи дані портативним приладом вітчизняного виробництва «Флоратест» [12]. Серію 4-хвилинних вимірювань ІФХ проводили через 14 діб після інфікування фітопатогенами на листках верхніх ярусів. Темнову адаптацію листків перед вимірюваннями (не менше 20 хвилин) створювали, закріплюючи на листку чохол із цупкого паперу. Повторність вимірювань на кожному варіанті – п'ятикратна.

Отриманий масив цифрових даних обчислювали в кожному варіанті, представляючи у графічному вигляді кривих Каутського, де знаходили відповідні індукційні точки та критичні параметри ІФХ, які відображають вплив досліджуваних чинників на функціональні ланки ФС II [13, 14].

На отриманих за цифровим масивом даних кривих Каутського знаходили відповідні критичні точки флюоресценції: F_0 , F_p , F_m , F_t . Розраховували наступні аналітичні параметри: $F_v = F_m - F_0$; F_v/F_m ; K_i [15, 16].

Загальну площу кореневої системи рослин *Galega orientalis* визначали об'ємометричним методом Сабініна-Колосова. Метод визначення об'єму кореневої системи полягає у підрахунку кількості води, яку витісняють корені під час занурення їх у посудину. Відносна похибка цього методу – близько 5 % [17].

Вміст сирого протеїну в листках рослин *Galega orientalis* визначали методом Бенедикта, який аналогічний біуретовому, однак дозволяє визначати білок у діапазоні концентрацій від 0,1 до 2 мг у пробі. Оптичну густина підготовлених за цим методом зразків визначають на СФ або ФЕК при довжині хвилі 330 нм. Вміст білка в дослідних розчинах розраховували за калібрувальним графіком, який будували зі стандартного розчину сироваточного альбуміну [18].

Активність каталази (КФ 1.11.1.6) виражали у кількості O_2 , що утворився у результаті дії ферменту за 1 хв на 1 г сирі маси (мл O_2 /(г·хв)). Активність неспецифічних пероксидаз (КФ 1.11.1.7) досліджували за методом Бояркіна. Активність пероксидази виражали в умовних одиницях $1/(\text{г} \cdot \text{с})$ сирі речовини тканини [19]. Статистичну обробку одержаних результатів виконували за методикою Доспехова [20] та з використанням комп'ютерних програм Microsoft Excel.

5. Результати дослідження та їх обговорення

Відомо, що зміни пігментного складу і функціональної активності фотосинтетичного апарату позначаються безпосередньо на ефективності фотосинтетичних процесів і відповідно – продуктивності культурних рослин [21]. Важливо зауважити, що хлорофіл *a* є основним складником світлозбирального комплексу ФС II (ССК ФСII) [22].

Аналіз стану фотосинтетичного апарату показав зниження вмісту основного пігменту ССК II – хлорофілу *a* в листках за інокуляції фітоплазми з пшениці – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 – на 47 %, а з томатів – *A. laidlawii* 178 – на 29 %, тоді як за змішаної послідовної інокуляції фітоплазмозними штамми з томатів і пшениці – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *A. laidlawii* 101 – на 74 %, а одночасної фітоплазмозно-бактеріальними штамми 118+Д13 – на 45 % (рис. 1 а). При цьому вміст додаткового пігменту – хл. *b* також знижувався суттєво – на 36 % за інокуляції фітоплазмозним штамом 118, штамом 178 (з томатів) – на 10 % та на 35 і 43 % – за змішаної послідовної інокуляції 101+118 та одночасної інокуляції 118+Д13, відповідно (рис. 1 а).

Варто відмітити, що послідовна інокуляція рослин *Galega orientalis* штамми, виділеним з пшениці *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і томатів – *A. laidlawii* 101 більше пригнічувала вміст хл. *a* у листках, тоді як одночасна інокуляція *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropaciens* Д13 у більшій мірі знижувала вміст хлорофілу *b* (рис. 1, а).

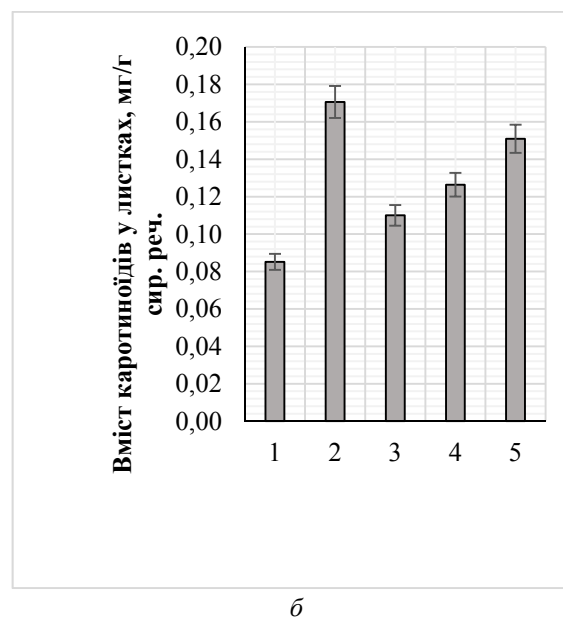
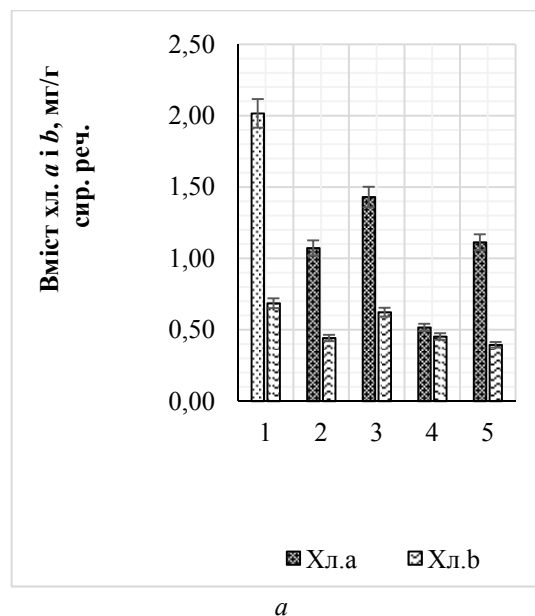


Рис. 1. Вміст фотосинтетичних пігментів (мг/г сир. реч. листків):

a – хл. *a* і *b* та *б* – каротиноїдів за інокуляції рослин *Galega orientalis* штамми фітопатогенних мікроорганізмів різного походження (варіанти: 1– контроль; 2– 101+118; 3– 178; 4– 118+Д13; 5– 118)

Разом із тим вміст каротиноїдів, що, як відомо, виконують захисну функцію, захищаючи фотосинтетичний апарат від фотоокиснення, більше зростає за інокуляції патогенними мікроорганізмами, виділеними з пшениці, як при зараженні *A. laidlawii* var. *granulum* 118, так і при змішаному одночасному зараженні *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropaciens* Д13 (рис. 1, б).

Таким чином, фітопатогенні мікроорганізми, виділені з рослин, які потенційно можуть бути об'єднані однією сім'єю здатні до більш деструктивної дії на пігментний склад фотосинтетичного апарату відповідних рослин. Разом із тим, більш негативний вплив послідовної інокуляції на пігментний склад

листіків може бути обумовлений виснаженням систем захисту uszkodженої рослини за впливу попереднього збудника, проте це потребує додаткових досліджень.

Методом індукції флуоресценції хлорофілу ми оцінювали зміни функціональної активності фотосинтетичного апарату. Одним із запропонованих маркерів, що віддзеркалюють дію стресових факторів на функціональну активність фотосинтетичного апарату рослин є зміни величини виходу квантової ефективності ФСII, що пропонують визначати за змінами показника F_v/F_m [23].

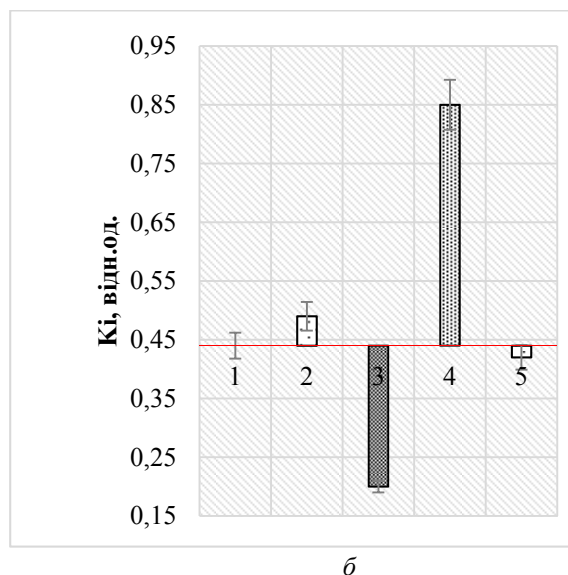
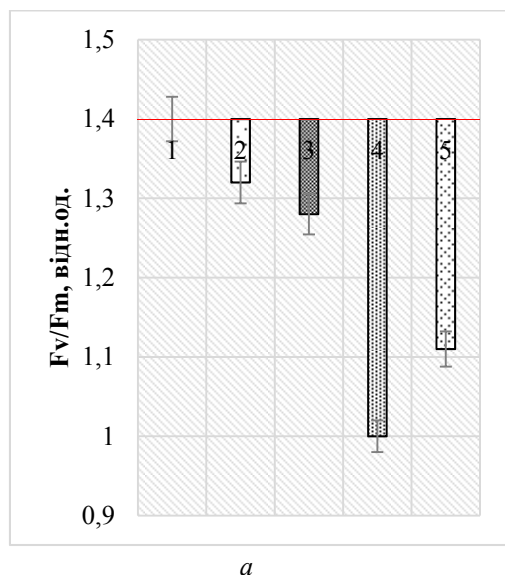


Рис. 2. Параметри ІФХ : а- F_v/F_m і б- K_i за інокуляції рослин *Galega orientalis* штамами фітопатогенних мікроорганізмів різного походження (варіанти: 1- контроль; 2- 118; 3- 178; 4- 118+Д13; 5 – 101+118)

Показник K_i , що віддзеркалює активність основного ферменту циклу Кальвіна РБФК [15] пригнічувався у листках за штучного зараження *A. laidlawii* 178, виділеного з томатів і змішаній інокуляції штамами *A. laidlawii* 101+118, ізольованих із томату і пшениці, відповідно (рис. 2, б). Відмічене деяке зростання індукційного коефіцієнту, а отже – і активності РБФК за інокуляції *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і суттєве, майже вдвічі – за змішаної інокуляції рослин *Galega orientalis* бактеріальним і фітоплазмовим штамами, виділеними із пшениці.

Відомо, що РБФК має не тільки карбоксилазну, а і оксигеназну активність, а отже – зростання активності цього ферменту може бути обумовлено підвищенням конкурентного до фотосинтезу процесу – фотодихання, яке може складати до 50 % активності ферменту [24]. Також відомо, що фотодихання має захисний ефект на фотосинтетичний апарат рослин і помітно зростає за дії стресових факторів [25].

Пригнічення функціональної активності листків за інокуляції фітопатогенними штамами призводило до суттєвого зменшення площі кореневої системи і кількості бульбочок на коренях (рис. 3), а отже – і азотфіксуючої здатності *Galega orientalis*, найбільше за інокуляції штамами, виділеними з пшениці – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і змішаній – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atrofaciens* Д13.

Показано зниження квантової ефективності ФСII, що свідчить про руйнування пігмент-білкових комплексів ФСII за дії всіх досліджених штамів, що підтверджується вищенаведеними даними стосовно вмісту хлорофілу (рис. 1).

Найбільш суттєво пригнічувався цей показник у листках за змішаного зараження, особливо за інокуляції патогенними мікроорганізмами, виділеними з пшениці – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atrofaciens* Д13, що спричинювало зниження величини F_v/F_m (рис. 2, а).

Відомо, що за надмірної інтенсивності світла та впливу стресових факторів, енергія збудження, що накопичується у світло-збиральних комплексах ФСII може призводити до підвищення тривалості існування синглетного хлорофілу з утворенням триплетного хлорофілу та синглетного кисню, які здатні пошкоджувати рослинні клітини. Також за цих умов відмічається збільшення потоку електронів від ФСII, що супроводжується утворенням супероксиду та пероксиду водню, які можуть призводити до фоторуйнування фотосинтетичного апарату і пошкодження клітин [21].

У зв'язку з цим, ми оцінювали активність оксидоредуктаз тканин листків – каталази і пероксидази, що як відомо, різними шляхами перетворюють пероксид водню до води, регулюючи його вміст у клітині [26].

Дослідженнями з'ясовано, що найбільшу сумарну активність цих ферментів спостерігали у тканинах *Galega orientalis* за зараження штамами, виділеними з пшениці, як при моноінфікуванні *A. laidlawii* var. *granulum* 118, так і при змішаному інфікуванні – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atrofaciens* Д13 (рис. 4). Варто відмітити, що за інокуляції штамом фітоплазми із томату – *A. laidlawii* 178 та за змішаного інфікування штамами з різних джерел – томатів і пшениці, найбільше зростала пероксидазна активність, тоді як каталазна – за змішаного інфікування навіть знижувалася відносно контролю (рис. 4).

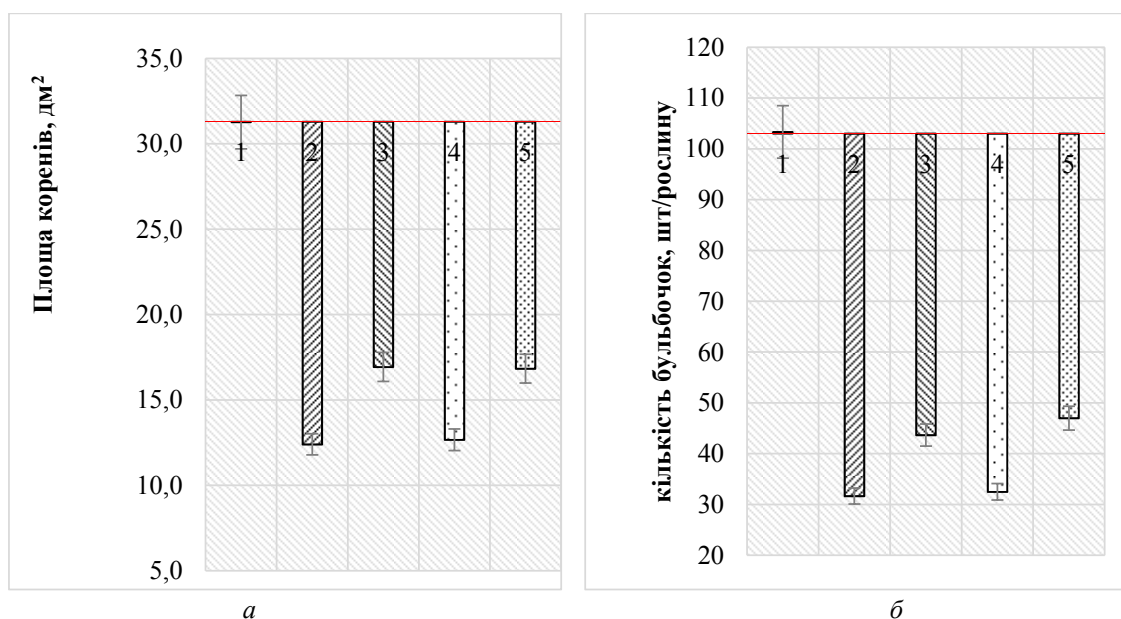


Рис. 3. Вплив інокуляції рослин *Galega orientalis* штамами фітопатогенних мікроорганізмів різного походження на загальну площу кореневої системи (а) і кількість бульбочок (б) (варіанти: 1– контроль; 2–118; 3–178; 4–118+Д13; 5–101+118)

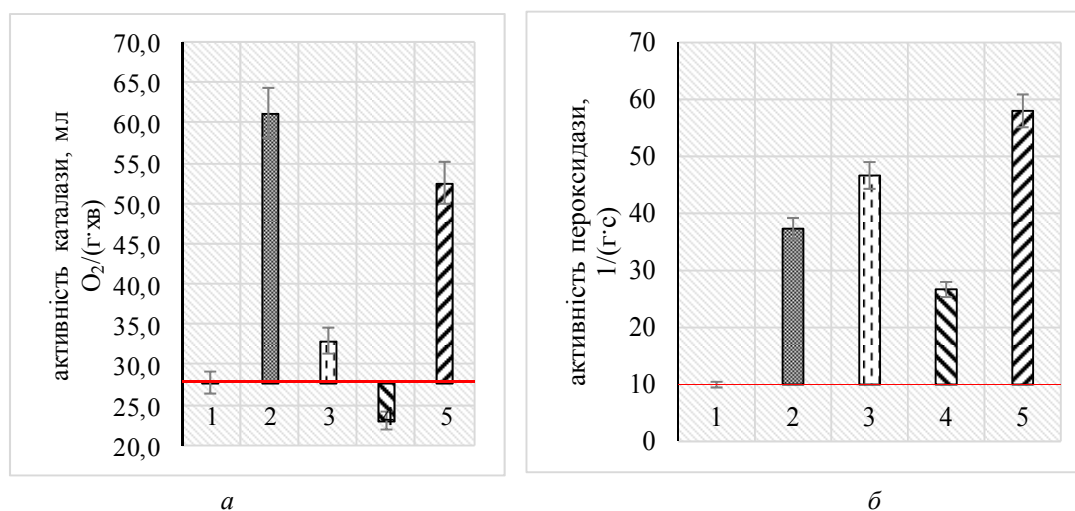


Рис. 4. Активність оксидоредуктаз: а- каталази (мл О₂/(г·хв) і б – пероксидази (1/(г·с) листків *Galega orientalis* за інокуляції штамами фітопатогенних мікроорганізмів різного походження: 1– контроль; 2 – 118; 3–178; 4–118+Д13; 5–101+118

Порівнюючи вплив штамів за вмістом сирого протеїну виявилось, що найменший його вміст був у листках *Galega orientalis* за моноінокуляції *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і змішаному інфікуванні – 118+Д13 (рис. 5). Так, за інокуляції штамами фітопатогенів, виділеними із пшениці: при змішаній бі-інокуляції *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atrophaciens* Д13 і особливо – моноінокуляції *A. laidlawii* var. *granulum* 118 вміст сирого протеїну у листках був менший, ніж за інокуляції штамом *A. laidlawii* 178, виділеним із томатів і менш суттєво – при змішаному (послідовному) інфікуванні штамами фітоплазм 101+118 (рис. 5).

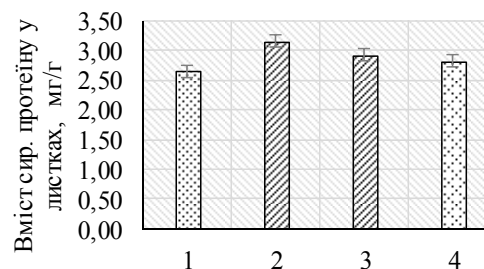


Рис. 5. Вміст сирого протеїну в листках *Galega orientalis* за інокуляції штамами фітопатогенних мікроорганізмів різного походження: 1–118; 2 – 178; 3– 101+118; 4–118+Д13

Отже, фітопатогенні мікроорганізми різних таксономічних груп, виділені з культурних рослин, які потенційно можуть бути об'єднані однією сівовміною здатні до більш деструктивної дії на пігментний склад і фотохімічну активність фотосинтетичного апарату відповідних рослин зернових і бобових культур, особливо – збудники фітоплазмозів. Разом із тим, більш негативний вплив послідовної інокуляції на пігментний склад і фотохімічну активність листків може бути обумовлений виснаженням систем захисту ушкодженої рослини за впливу попереднього збудника, проте це потребує додаткових досліджень.

6. Висновки

1. За штучної інокуляції всіма дослідженими фітопатогенними штамами виявлено зменшення вмісту хлорофілу *a* і *b*, але найбільш значно – за впливу фітоплазми. Разом із тим, інокуляція рослин *Galega orientalis* штамами фітоплазми, виділеними із пшениці і томатів – 118+101 більше пригнічувала вміст хлорофілу *a* (хл. *a*) (отже – частки ФСII) у листках, тоді як одночасна інокуляція штамами *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropfaciens* Д13 в більшій мірі спричинювала зниження вмісту хлорофілу *b*. Вміст каротиноїдів зростав по відношенню до неушкоджених рослин за інокуляції рослин фітопатогенними штамами у наступній послідовності: 101+118>118>118+Д13>178.

2. Виявлено, що за інокуляції *Galega orientalis* штамами фітопатогенів виділених з пшениці: при інокуляції фітоплазмою, *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і особливо – штамами: *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropfaciens* Д13 одночасно зі зниженням квантової ефективності ФСII, що свідчить про руйнування пігмент-білкових комплексів ФСII, під-

вищувався індукційний коефіцієнт (пов'язаний з ферментативною активністю РБФК), що, ймовірно, викликане зростанням фотодихання або акцепторною дією фітопатогенів.

3. З'ясовано, що найбільшу сумарну активність оксидоредуктаз тканин листків *Galega orientalis* – каталази і пероксидази спостерігали за інокуляції штамами, виділеними з пшениці: фітоплазмою *A. laidlawii* var. *granulum* 118 та за змішаного інфікування – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropfaciens* Д13. Варто відмітити, що за інокуляції штамом *A. laidlawii* 178 (з томатів) та за змішаного інфікування штамами з різних джерел – томатів і пшениці, найбільше зростала пероксидазна активність (101+118), тоді як каталазна активність за інфікування останніми знижувалася відносно інтактних рослин.

4. Пригнічення функціональної активності листків за руйнування пігмент-білкових комплексів ФС II за інокуляції фітопатогенними штамами призводило до морфологічних змін – суттєвого зменшення площі кореневої системи і кількості бульбочок на коренях, а отже – і азотфіксуючої здатності *Galega orientalis*, найбільше за інокуляції штамами, виділеними з пшениці: *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і змішаного – *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropfaciens* Д13.

5. Показано, що за інокуляції штамами фітопатогенів, виділеними з пшениці: змішаної інокуляції *A. laidlawii* var. *granulum* 118 і *P. syringae* pv. *atropfaciens* Д13 і особливо – моноінокуляції *A. laidlawii* var. *granulum* 118 вміст сирого протеїну у листках був менший, ніж за інокуляції штамом *A. laidlawii* 178, виділеним із томатів, і менш суттєво – штамами фітоплазми з різних джерел – 101+118.

Література

1. Антоненко, С. С., Антоненко, А. С., Писаренко, В. М.; Писаренко, В. М. (Ред.) (2011). Сидеральні культури. Полтава: Сімон, 52.
2. Патики, В. П., Пасічник, Л. А., Житкевич, Н. В., Гуляєва, Г. Б., Токовенко, І. П., Гнатюк, Т. Т.; Патики, В. П. (Ред.) (2016). Хвороби козлятника східного: моніторинг, діагностика, профілактика. Вінниця: Віндрук, 48.
3. Swalina-Ambroziak, B., Koc, J. (2012). Fungi colonising the above-ground parts of fodder galega (*Galega orientalis* Lam.) cultivated in pure sowing and mixed with smooth brome-grass (*Bromus inermis* Leyss.). *Acta Agrobotanica*, 58 (1), 125–133. doi: <http://doi.org/10.5586/aa.2005.018>
4. Bertaccini, A., Duduk, B., Paltrinieri, S., Contaldo, N. (2014). Phytoplasmas and Phytoplasma Diseases: A Severe Threat to Agriculture. *American Journal of Plant Sciences*, 5 (12), 1763–1788. doi: <http://doi.org/10.4236/ajps.2014.512191>
5. Гвоздяк, Р. І., Пасічник, Л. А., Яковлева, Л. М., Мороз, С. М. та ін.; Патики, В. П. (Ред.) (2011). Фітопатогенні бактерії. Бактеріальні хвороби рослин. Київ: ТОВ «Інтерсервіс», 44.
6. Kumari, S., Nagendran, K., Rai, A. B., Singh, B., Rao, G. P., Bertaccini, A. (2019). Global Status of Phytoplasma Diseases in Vegetable Crops. *Frontiers in Microbiology*, 10. doi: <http://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01349>
7. Pierro, R., Semeraro, T., Luvisi, A., Garg, H., Vergine, M., De Bellis, L., Gill, H. K. (2019). The Distribution of Phytoplasmas in South and East Asia: An Emerging Threat to Grapevine Cultivation. *Frontiers in Plant Science*, 10. doi: <http://doi.org/10.3389/fpls.2019.01108>
8. Токовенко, І. П., Патики, В. П. (2015). Мікоплазмози рослин та їх серологічна діагностика. *Вісник аграрної науки*, 4, 28–30.
9. Патики, В. П., Пасічник, Л. А. (2014). Фітопатогенні бактерії: фундаментальні і прикладні аспекти. *Вісник Уманського Національного Університету садівництва*, 2, 7–11.
10. Bultreys, A., Gheysen, I. I. (1999). Biological and molecular detection of toxic lipodepsipeptide-producing *pseudomonas syringae* strains and PCR identification in plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 65 (5), 1904–1909.
11. Hiscox, J. D., Israelstam, G. F. (1979). A method for the extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany*, 57 (12), 1332–1334. doi: <http://doi.org/10.1139/b79-163>
12. Портативний флуорометр «Флоротест»: настанова з експлуатації (2013). Інститут кібернетики ім. В. М. Глушкова НАН України, 24.
13. Stirbet, A., Govindjee. (2011). On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 104 (1-2), 236–257. doi: <http://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2010.12.010>

14. Misra, A. N., Misra, M., Singh, R.; Misra, A. N. (Ed.) (2012). Chlorophyll Fluorescence in Plant Biology. Biophysics, 7, 171–192. doi: <http://doi.org/10.5772/35111>
15. Корнеев, Д. Ю. (2002). Информационные возможности метода индукции флуоресценции хлорофилла. Киев: Альтерпрес, 191.
16. Брайон, О. В., Корнеев, Д. Ю., Снегур, О. О., Китаев, О. І. (2000). Інструментальне вивчення фотосинтетичного апарату за допомогою індукції флуоресценції хлорофілу. Київ: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 15.
17. Викторов, Д. П. (1991). Практикум по физиологии растений. Биология. Воронеж: Изд-во Воронежского унта, 158.
18. Семак, И. В., Зиряева, Т. Н., Губич, О. И. (2007). Биохимия белков. Минск: БГУ, 49.
19. Воскресенская, О. Л., Алябышева, Е. А., Половникова, М. Г. (2006). Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-т, 107.
20. Доспехов, Б. А. (1985). Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат, 351.
21. Шадчина, Т. М., Гуляев, Б. І., Кірізій, Д. А., Стасік, О. О., Прядкіна, Г. О., Стороженко, В. О. (2006). Регуляція фотосинтезу і продуктивності рослин: фізіологічні та екологічні аспекти. Київ: Фітосоціоцентр, 384.
22. Green, B. R., Parson, W. W. (Eds.) (2003). Light-Harvesting Antennas in Photosynthesis. Springer Science & Business Media, 516. doi: <http://doi.org/10.1007/978-94-017-2087-8>
23. Sharma, D. K., Andersen, S. B., Ottosen, C.-O., Rosenqvist, E. (2014). Wheat cultivars selected for high Fv/Fm under heat stress maintain high photosynthesis, total chlorophyll, stomatal conductance, transpiration and dry matter. Physiologia Plantarum, 153 (2), 284–298. doi: <http://doi.org/10.1111/ppl.12245>
24. Стасик, О. О. (2009). Фотодихання і його фізіологічне значення. Фізіологія рослин: Проблеми та перспективи розвитку. Т. 1. Київ: Логос, 170–199.
25. Стасик, О. О., Джонс, Х. Г. (2011). Участь фотодихання в реакції фотосинтетичного апарату листків пшениці на підвищення температури. Физиология и биохимия культурных растений, 43 (1), 38–46.
26. Колупаев, Ю. Е., Карпец, Ю. В., Обозный, А. И. (2011). Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров. Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія: Біологія, 1 (22), 6–34.

Received date 14.05.2019

Accepted date 06.06.2019

Published date 30.06.2019

Гуляєва Ганна Борисівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, Відділ фітопатогенних бактерій, Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного Національної академії наук України, вул. Академіка Заболотного, 154, м. Київ, Україна, 03143
E-mail: ab_k@ukr.net

Токовенко Ірина Петрівна, кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, Відділ фітопатогенних бактерій, Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного Національної академії наук України, вул. Академіка Заболотного, 154, м. Київ, Україна, 03143
E-mail: tira@bigmir.net

Пасічник Лідія Анатоліївна, доктор біологічних наук, старший науковий співробітник, Відділ фітопатогенних бактерій, Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного Національної академії наук України, вул. Академіка Заболотного, 154, м. Київ, Україна, 03143
E-mail: imv_phyto@ukr.net

Патика Володимир Пилипович, доктор біологічних наук, професор, академік НААН, завідувач відділу, Відділ фітопатогенних бактерій, Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного Національної академії наук України, вул. Академіка Заболотного, 154, м. Київ, Україна, 03143
E-mail: patykovolodymyr@gmail.com